

Spatiotemporal distribution of *Lekanesphaera* species in relation to estuarine gradients within a temperate European estuary (SW Spain) with regulated freshwater inflow

Distribución espaciotemporal de las especies de *Lekanesphaera* en relación con los gradientes estuarinos en un estuario templado europeo (SO España) con entrada regulada de agua dulce

E Castañeda, P Drake*

Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (CSIC), Apartado oficial, 11510 Puerto Real, Cádiz, Spain.

* E-mail: pilar.drake@icman.csic.es

Abstract

Field surveys of three coexisting *Lekanesphaera* species from a temperate estuary were used to test the hypothesis that their abundance and distribution within this ecosystem were limited mainly by environmental conditions (water temperature, salinity, and turbidity). Monthly samples were collected during each new moon (May 1998 to October 2002) in the last 32 km of the Guadalquivir Estuary (SW Spain). *Lekanesphaera hoestlandti* was more abundant in the outer estuary from late summer to early autumn, but only when estuarine mean salinity was higher than 15; *L. rugicauda* showed a clear seasonal pattern, with maximum densities coinciding with the period of increasing temperatures (spring and early summer); and the density of *L. hookeri* was very low, except in situations of heavy rainfall and/or freshwater inflow, suggesting that the main river course is not its usual habitat. Spatial, salinity-related, and turbidity-related distributions of the three populations indicated that *L. hoestlandti* is clearly segregated from the other two species, the former inhabiting the more saline and less turbid mass of water of the outer estuary. Furthermore, the high positive effect of salinity on the density of *L. hoestlandti* (salinity explained 59.4% of the temporal density variance) and its much more restricted spatial and salinity-related distributions indicated that salinity could be primarily determining its population. In contrast, the field distribution of *L. rugicauda* was biased towards lower salinity waters at least when *L. hoestlandti* occurred in high densities. According to the field distributions, we hypothesize that the estuarine distribution of the less euryhaline species, such as *L. hoestlandti*, is controlled mainly by salinity, whereas the distribution of the more euryhaline species, such as *L. rugicauda*, could be motivated more by competition (food/habitat) avoidance. As previously observed for mysid species, the composition and distribution of Sphaeromatidae species in the Guadalquivir Estuary seem to fit the African rather than the European estuarine pattern.

Key words: *Lekanesphaera* species, Guadalquivir Estuary, field distribution, estuarine gradient.

Resumen

Se realizaron estudios de campo de tres especies de *Lekanesphaera* coexistentes en un estuario templado para probar la hipótesis de que su abundancia y distribución en este ecosistema están limitadas principalmente por las condiciones ambientales (temperatura del agua, salinidad y turbidez). Las muestras fueron tomadas mensualmente en cada luna nueva (mayo de 1998 a octubre de 2002) en los últimos 32 km del Estuario del Guadalquivir (SO de España). *Lekanesphaera hoestlandti* resultó ser más abundante en la parte más externa del estuario desde el verano tardío al otoño temprano, pero sólo cuando la salinidad media en el estuario fue superior a 15; *L. rugicauda* mostró un claro patrón estacional, con densidades máximas coincidentes con el periodo de incremento de las temperaturas (primavera y verano temprano); mientras que la densidad de *L. hookeri* fue muy baja, excepto en situaciones de fuertes precipitaciones y/o entrada de agua, lo que indica que el cauce principal del río no es su hábitat habitual. Las distribuciones espacial y con respecto a la salinidad y la turbidez de las tres poblaciones indicaron que *L. hoestlandti* está claramente separada de las otras dos especies, habitando la primera en las masas de agua más salinas y menos turbias de la parte más externa del estuario. Además, el elevado efecto positivo de la salinidad sobre la densidad de *L. hoestlandti* (la salinidad explicó el 59.4% de la varianza temporal de su densidad) y sus mucho más restringidas distribuciones espacial y con respecto a la salinidad, indicaron que la salinidad podría ser un factor muy decisivo en la determinación de su población. Por el contrario, la distribución de campo de *L. rugicauda* estuvo desplazada hacia aguas con salinidades más bajas, al menos cuando *L. hoestlandti* apareció en densidades altas. De acuerdo con las distribuciones de campo, se plantea la hipótesis de que la distribución en el estuario de las especies menos eurihalinas, como *L. hoestlandti*, está siendo principalmente controlada por la salinidad, mientras que la distribución de las especies más eurihalinas, como *L. rugicauda*, podría deberse más bien a una forma de evitar la competencia (comida/hábitat). Como previamente se observó para las especies de misidáceos, la composición y distribución de las especies de la familia Sphaeromatidae en el estuario del Guadalquivir parece ajustarse mejor al patrón estuarino africano que al europeo.

Palabras clave: especies de *Lekanesphaera*, Estuario del Guadalquivir, distribución de campo, gradiente estuarino.

Introduction

Estuaries are very productive aquatic systems, where species adapted to living in marine water coexist with brackish and freshwater species. They are among the most exciting and stressful aquatic biotopes, where abiotic variables such as salinity can abruptly change across both spatial and temporal scales. Hence, salinity is often the main environmental factor that governs the horizontal distribution of marine, brackish, and freshwater invertebrates living in estuaries (Mees and Hamerlinck 1992, Cunha *et al.* 1999, Drake *et al.* 2002, González-Ortegón *et al.* 2006). The Guadalquivir Estuary (southern Europe) is no exception: it is a vertically well-mixed system, but with a gradual horizontal salinity gradient (Baldó *et al.* 2005) and, as a result, salinity has a predominant role in determining the composition and spatial distribution of its aquatic communities (Drake *et al.* 2002, Cuesta *et al.* 2006, González-Ortegón *et al.* 2006). Moreover, as in other temperate estuaries, water temperature shows a clear seasonal pattern, and usually plays a relevant role in the timing of reproduction periods and in the growth rates of estuarine inhabitants (Vilas 2005, Cuesta *et al.* 2006).

The isopod genus *Lekanesphaera* includes species that have a marine distribution as well as those adapted to living in low salinities (Harris and Thuet 1987, Jacobs 1987). Of the seven species of this genus that inhabit the Iberian Peninsula (Junoy and Castelló 2003), *Lekanesphaera hoestlandti* (Daguerre de Hureaux, Elkaïm and Lejuez 1965), *L. hookeri* (Leach 1814), and *L. rugicauda* (Leach 1814) are habitual inhabitants of the lowest stretch of the Guadalquivir Estuary. *Lekanesphaera rugicauda* is a widespread estuarine species in the brackish zones of European estuaries (Harvey 1969, Naylor 1972, Jacobs 1987, Dexter 1992, Zettler 2001, Junoy and Castelló 2003), while *L. hookeri* is also widespread but in the most sheltered habitats of European estuaries and coastal lagoons (Harvey 1969, Naylor 1972, Guelorget and Michel 1979, Barnes 1989, Dexter 1992, Montaudouin and Sauriau 2000, Junoy and Castelló 2003, Zettler 2001). In both types of ecosystems, with increasing distance from the sea and with rising or falling salinity of the estuarine/lagoon water, *L. hookeri* usually replaces other species of the genus *Lekanesphaera* (or *Sphaeroma*) (Kerambrun 1970, Guelorget and Perthuisot 1992). In contrast, *L. hoestlandti* has been reported previously only in the tidal channels of the Bay of Cádiz, SW Iberian Peninsula (Drake *et al.* 1997), and in Bou Regreg, an Atlantic estuary along the Moroccan shore (Elkaïm 1976).

In European estuaries and lagoons, the life cycle of *L. rugicauda* and *L. hookeri* in northern waters includes one (summer) or two (summer and autumn) annual broods (Harvey 1969, Frier 1979, Heath and Khazaeli 1985), whereas gravid females and juveniles occur throughout the year in southern waters (Kouwenberg and Pinkster 1985, Casagrande *et al.* 2006). In addition, ecophysiological studies have evidenced that both species are very good osmoregulators in brackish water, though *S. rugicauda* seems to be better adapted to living

Introducción

Los estuarios son sistemas acuáticos muy productivos, donde especies adaptadas a vivir en agua salada coexisten con especies de agua salobre y agua dulce. Se encuentran entre los biotopos acuáticos más estresantes, en los que las variables abióticas, como la salinidad, pueden cambiar repentinamente tanto a nivel espacial como temporal. De ahí que la salinidad sea a menudo el principal factor ambiental que gobierna la distribución horizontal de los invertebrados marinos, de agua salobre y de agua dulce, que viven en los estuarios (Mees y Hamerlinck 1992, Cunha *et al.* 1999, Drake *et al.* 2002, González-Ortegón *et al.* 2006). El Estuario del Guadalquivir (zona meridional de Europa) no es una excepción: es un sistema bien mezclado verticalmente pero con un paulatino gradiente horizontal de salinidad (Baldó *et al.* 2005), lo que hace que la salinidad represente un papel predominante en la determinación de la composición y la distribución espacial de sus comunidades acuáticas (Drake *et al.* 2002, Cuesta *et al.* 2006, González-Ortegón *et al.* 2006). Además, como en otros estuarios templados, la temperatura del agua muestra un claro patrón estacional y normalmente juega un importante papel en el ritmo de los periodos de reproducción y en las tasas de crecimiento de sus habitantes (Vilas 2005, Cuesta *et al.* 2006).

Los isópodos del género *Lekanesphaera* incluyen especies con una distribución marina, así como otras adaptadas a vivir a bajas salinidades (Harris y Thuet 1987, Jacobs 1987). De las siete especies de este género que viven en la Península Ibérica (Junoy y Castelló, 2003), *Lekanesphaera hoestlandti* (Daguerre de Hureaux, Elkaïm y Lejuez, 1965), *L. hookeri* (Leach 1814) y *L. rugicauda* (Leach 1814) son habitantes habituales del tramo más bajo del Estuario del Guadalquivir. De ellas, *L. rugicauda* es una especie estuarina ampliamente distribuida en las zonas salobres de los estuarios europeos (Harvey 1969, Naylor 1972, Jacobs 1987, Dexter 1992, Zettler 2001, Junoy y Castelló 2003), mientras que *L. hookeri* está también ampliamente distribuida pero en los habitats más confinados de los estuarios europeos y las lagunas costeras (Harvey 1969, Naylor 1972, Guelorget y Michel 1979, Barnes 1989, Dexter 1992, Montaudouin y Sauriau 2000, Junoy y Castelló 2003, Zettler 2001); en ambos tipos de ecosistema, cuando la distancia desde el mar aumenta y la salinidad del agua del estuario/laguna aumenta o disminuye, *L. hookeri* normalmente reemplaza a las otras especies del género *Lekanesphaera* (o *Sphaeroma*) (Kerambrun 1970, Guelorget y Perthuisot 1992). Por el contrario, *L. hoestlandti* únicamente se ha citado en los canales mareales de la Bahía de Cádiz (SO de la Península Ibérica) (Drake *et al.* 1997) y en el Bou Regreg, un estuario del Atlántico de la costa marroquí (Elkaïm 1976).

En los estuarios y lagunas costeras más norteñas de Europa, el ciclo de vida de *Lekanesphaera rugicauda* y *L. hookeri* incluye una (verano) o dos (verano y otoño) puestas anuales (Harvey 1969, Frier 1979, Heath y Khazaeli 1985); mientras que las hembras grávidas y los juveniles aparecen a lo largo de todo el año en aguas meridionales (Kouwenberg y Pinkster

in localities subjected to large variations of salinity and *L. hookeri* to situations of more constant salinity (Frier 1976, Harris and Thuet 1987). Both species are also able to tolerate a wide range of temperature (Harvey *et al.* 1973); furthermore, temperature changes between 10°C and 34°C did not alter the swimming activity of *L. rugicauda* (Marsden 1976). Conversely, for *L. hoestlandti*, no information is available on its life cycle or on its tolerance to changes in environmental conditions.

The replacement of sibling species along estuaries has often been related to differences in their tolerance to physical conditions (especially to salinity changes), although the presence of suitable habitats may also play a relevant role in their estuarine distribution (Harvey *et al.* 1973). Concerning *Lekanesphaera* species, previous ecological studies have ascertained their habitat preferences within estuaries and/or have related them to their experimental tolerance to salinity, temperature, and substratum changes, among other environmental factors (Harvey *et al.* 1973, Marsden 1976, Kouwenberg and Pinkster 1985). However, temporal changes in the field distribution of *Lekanesphaera* species along estuaries related to environmental gradient displacements have not been documented.

Assuming that the distribution of *Lekanesphaera* species within the estuary is limited mainly by environmental conditions, each species should show temporal (inter-month and inter-year) changes in its spatial distribution that can be explained by changes in environmental estuarine conditions. Alternatively, if the presence of suitable habitats along the estuary is more important in determining its distribution and abundance, then significant temporal variation in their distribution along the estuary should not be related to changes in environmental estuarine conditions. This study focuses on the spatiotemporal distribution of *L. hoestlandti*, *L. hookeri*, and *L. rugicauda* in relation to environmental gradients. The information was further used to test to what extent salinity, temperature, and turbidity are currently determining the spatiotemporal distribution of *Lekanesphaera* species within the estuary.

Material and methods

Study area

The populations under study of *L. hoestlandti*, *L. hookeri* and *L. rugicauda* inhabit the Guadalquivir Estuary (SW Spain; 36°45'–37°15' N, 6°00'–6°22' W). This is a non-stratified system in which a gradual longitudinal change in water salinity occurs, except when there is a considerable increase in river flow from heavy rainfall and freshwater almost reaches the mouth of the estuary (Drake *et al.* 2002, Baldó *et al.* 2005). The tidal influence extends up to about 110 km from the river mouth and the mean tidal range is 3.5 m in the outer zone. The location of the estuarine mixing zone changes from high tide to low tide, as well as seasonally (Baldó *et al.* 2005).

1985, Casagrande *et al.* 2006). Además, estudios ecofisiológicos han puesto de manifiesto que ambas especies son muy buenas osmoreguladoras en agua salobre, aunque *L. rugicauda* parece estar mejor adaptada a vivir en lugares sujetos a grandes variaciones de salinidad y *L. hookeri* a situaciones de salinidad más constante (Frier 1976, Harris y Thuet 1987). Ambas especies pueden también tolerar un amplio rango de temperatura (Harvey *et al.* 1973); además, los cambios de temperatura entre 10°C y 34°C no alteraron la actividad natatoria de *L. rugicauda* (Marsden 1976). En cambio, no existe información disponible sobre el ciclo de vida o sobre la tolerancia a cambios en las condiciones ambientales de *L. hoestlandti*.

El reemplazo de especies ecológicamente cercanas a lo largo de los estuarios se ha relacionado muy a menudo con diferencias en su tolerancia a las condiciones físicas (especialmente a cambios de salinidad), aunque la presencia de hábitats adecuados parece desarrollar también un importante papel en su distribución estuarina (Harvey *et al.* 1973). En el caso de las especies del género *Lekanesphaera*, los estudios previos han establecido sus hábitats preferidos en los estuarios y/o los han relacionado con su tolerancia experimental a los cambios de salinidad, temperatura y sustrato, entre otros factores ambientales (Harvey *et al.* 1973, Marsden 1976, Kouwenberg y Pinkster 1985). Sin embargo, los cambios temporales en la distribución de campo de las especies de *Lekanesphaera* en los estuarios debidos a los desplazamientos de los gradientes ambientales no han sido previamente documentados.

Bajo la suposición de que las distribuciones de las especies de *Lekanesphaera* en el estuario estuvieran limitadas principalmente por las condiciones ambientales, cada especie debería mostrar cambios temporales (intermensuales e interanuales) en su distribución espacial que se pudieran explicar mediante los cambios en las condiciones ambientales del estuario. Alternativamente, si la presencia de hábitats adecuados a lo largo del estuario fuera más importante en la determinación de su distribución y abundancia, entonces la variación temporal de su distribución a lo largo del estuario no debería mostrar una relación significativa con los cambios de sus condiciones ambientales. Este estudio se centra en el análisis de la distribución espacio-temporal de *L. hoestlandti*, *L. hookeri* y *L. rugicauda* en relación con los gradientes ambientales. La información se ha usado además para probar en qué medida la salinidad, la temperatura y la turbidez están actualmente determinando la distribución espacio-temporal de las especies de *Lekanesphaera* dentro del estuario estudiado.

Material y métodos

Área de estudio

Las poblaciones de *L. hoestlandti*, *L. hookeri* y *L. rugicauda* estudiadas habitan en el Estuario del Guadalquivir (SO de España; 36°45'–37°15'N, 6°00'–6°22'W). Este es un sistema no estratificado en el que tiene lugar un paulatino cambio longitudinal en la salinidad del agua, excepto cuando se produce

Collection of *Lekanesphaera* species

Lekanesphaera species were collected as part of a more general study of the aquatic macrofauna of the Guadalquivir Estuary. As estuarine species may exhibit different patterns of behaviour at spring and neap tides, samplings were always carried out during the same moon phase (new moon). Thus, the information presented in this paper corresponds to samplings carried out during each new moon between May 1998 and October 2002. During the first year (May 1998 to April 1999), along the lower 50 km of the main course of the river, five sampling sites were selected to reflect the entire salinity range within the estuary. The stations, locally known as La Horcada, La Mata, Tarfía, La Esparraguera and Bonanza, are situated 50, 40, 32, 20, and 8 km upstream from the river mouth, respectively (fig. 1). Since most species, including the three species of the genus *Lekanesphaera* studied, were mainly concentrated

un considerable incremento en el caudal del río debido a las fuertes precipitaciones, llegando el agua dulce casi hasta la desembocadura del estuario (Drake *et al.* 2002, Baldó *et al.* 2005). La influencia mareal alcanza hasta 110 km río arriba desde su desembocadura, siendo el rango de marea medio de 3.5 m en la zona más externa. La ubicación de la zona de mezcla del estuario cambia entre la marea alta y la marea baja, así como estacionalmente (Baldó *et al.* 2005).

Recolección de especies de *Lekanesphaera*

Las especies de *Lekanesphaera* se recolectaron como parte de un estudio más general sobre la macrofauna acuática del Estuario del Guadalquivir. Como las especies estuarinas pueden mostrar diferentes patrones de comportamiento en mareas vivas y muertas, las muestras siempre se recogieron en una misma fase lunar (luna nueva). Por tanto, la información presentada en este artículo corresponde a muestras tomadas en cada luna nueva entre mayo de 1998 y octubre de 2002. Durante el primer año (mayo de 1998 a abril de 1999), a lo largo de los últimos 50 km del cauce principal del río se seleccionaron cinco estaciones de muestreo representativas del rango completo de salinidad en el estuario. Las estaciones, localmente conocidas como La Horcada, La Mata, Tarfía, La Esparraguera y Bonanza, están situadas a 50, 40, 32, 20 y 8 km aguas arriba de la desembocadura del río, respectivamente (fig. 1). Puesto que la mayor parte de las especies, incluidas las tres especies estudiadas del género *Lekanesphaera*, se concentraban principalmente en la parte más externa del estuario (fig. 2), únicamente los últimos 32 km fueron muestreados a partir de mayo de 1999.

Las muestras se tomaron en la orilla oeste del estuario del Guadalquivir desde un barco anclado donde la columna de agua tenía aproximadamente 3 m de profundidad en marea baja. En cada estación de muestreo se realizaron cuatro pescas pasivas, con tres copos de red de 10 m de largo colocados en paralelo (un arte de pesca local), durante las primeras dos horas de las mareas crecientes y vaciantes diurnas/nocturnas. Cada copo estaba provisto de una red de poliamida con una luz de malla de 1 mm (adecuada para recolectar el rango completo de tamaños de las especies de *Lekanesphaera* de la columna de agua) y tenía una apertura de 2.5 m (anchura) \times 3 m (profundidad). Durante cada pesca pasiva, el extremo superior de la red permaneció siempre próximo a la superficie del agua, mientras que su distancia al fondo cambiaba paulatinamente.

Durante el muestreo se midió la velocidad de la corriente (correntímetro digital Hydro-Bios, 438 110) y posteriormente se la utilizó para calcular los volúmenes de agua muestreados. También se midió la temperatura del agua, la salinidad (Refractómetro Atago S/Mill) y la turbidez (Turbidímetro Hanna HI 93703). Las muestras se almacenaron en recipientes convenientemente etiquetados y se fijaron con formol al 10% inmediatamente después de su recolección; en el laboratorio, los individuos de *Lekanesphaera* fueron separados por especies y se contaron.

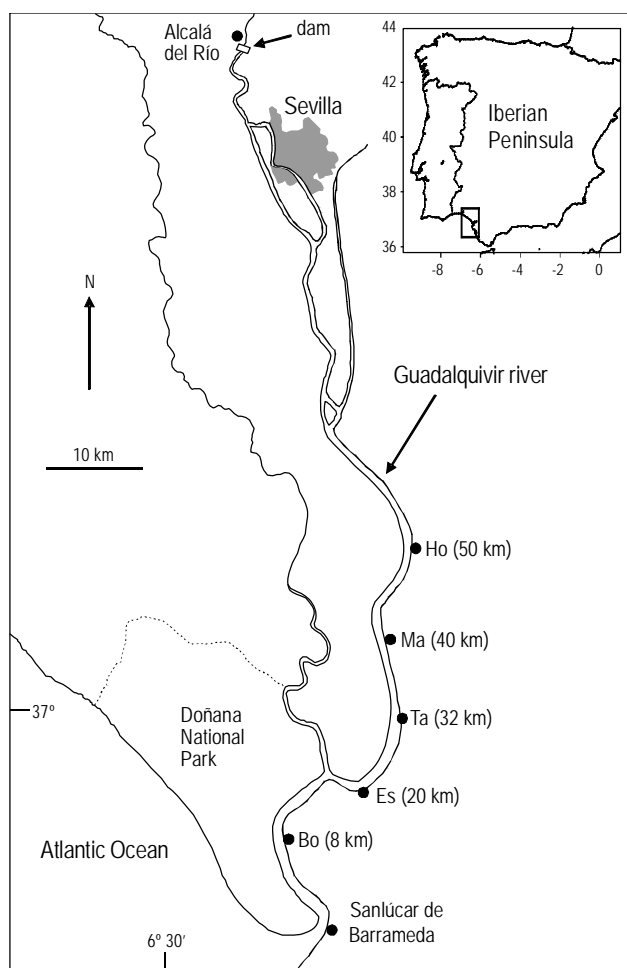


Figure 1. Map of the Guadalquivir Estuary (SW Spain) showing the location of the sampling sites: Ho, Horcada; Ma, Mata; Ta, Tarfía; Es, Esparraguera; Bo, Bonanza.

Figura 1. Mapa del Estuario del Guadalquivir (SO de España) mostrando la posición de las estaciones de muestreo. Ho, Horcada; Ma, Mata; Ta, Tarfía; Es, Esparraguera; Bo, Bonanza.

in the outer estuary (fig. 2), only the last 32 km were sampled from May 1999 onwards.

Samplings were conducted on the east bank of the Guadalquivir Estuary from a boat anchored at a water column depth of approximately 3 m at low tide. At each sampling station, four passive hauls were made with three 10-m-long nets working in parallel (a local fishery gear) during the first two hours of diurnal/nocturnal flood and ebb tides. Each net was made with polyamide gauze and had a mesh of 1 mm (suitable for collecting the entire size range of *Lekanesphaera* species from the water column) and an opening of 2.5 m (width) \times 3 m (depth). During each passive haul, the upper end of the net remained close to the water surface, while its distance to the bottom gradually changed.

During sampling, the current speed was measured with a digital flowmeter (Hydro-Bios, 438 110) and later used to calculate the water volumes sampled. Water temperature, salinity (Atago S/Mill refractometer), and turbidity (Hanna HI 93703 turbidimeter) were also measured. Samples were stocked in conveniently labelled recipients and fixed in 10% formalin immediately after collection. In the laboratory, *Lekanesphaera* individuals were sorted into species and counted.

Data analysis

The field density of each species is expressed as the number of individuals per 100 m³ (*L. hoestlandti* and *L. rugicauda*) or per 1000 m³ (*L. hookeri*) of filtered water. Since sampling was designed to analyze the temporal and longitudinal distribution patterns of the estuarine macrofauna, the density estimates obtained were not sufficient to ascertain tide-related horizontal migration and microdistribution of *Lekanesphaera* species within estuarine habitats (Marsden 1976), so no inferences in this respect will be made throughout the text. Furthermore, in order to analyze their temporal patterns, samples obtained on each sampling date were pooled to get a single monthly estimate for the entire estuary; similarly, their longitudinal distributions along the estuary were ascertained irrespective of diel/tidal situations, although taking into consideration the environmental conditions under which the individuals were collected.

As a measure of the freshwater inflow, freshwater volumes discharged from the dam to the estuary, during the month (V_{30}) before each sampling date, were estimated from daily freshwater flow (m³ s⁻¹) provided by the Guadalquivir Hydrographic Confederation. Similarly, rainfall was estimated as the average rainfall recorded, during the month (R_{30}) before each sampling date, at the meteorological station of Palacio, which is situated very close to the estuarine stretch studied.

Stepwise least-squares multiple regression was used to explore the relationship between environmental variables and temporal changes in the density of *Lekanesphaera* species. The environmental variables included in the regression analysis were monthly mean water temperature (T, °C), salinity (S), turbidity (Tu, NTU), freshwater volumes (hm³) discharged from the dam to the estuary during the month before each sampling

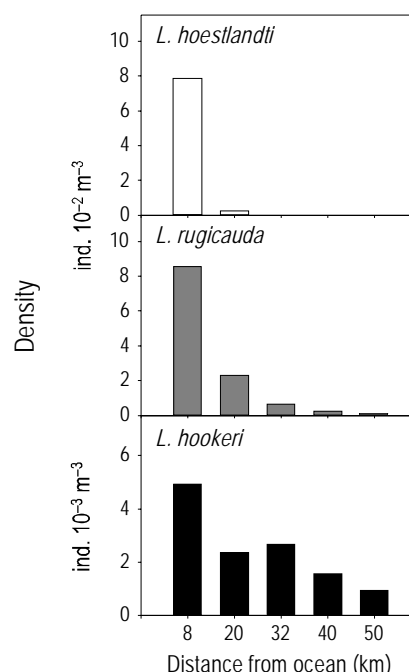


Figure 2. Mean density of *Lekanesphaera* species in the last 50 km of the Guadalquivir Estuary from May 1998 to April 1999.

Figura 2. Densidad media de las especies de *Lekanesphaera* en los últimos 50 km del Estuario del Guadalquivir desde mayo de 1998 hasta abril de 1999.

Análisis de datos

La densidad de campo de cada especie se expresó como el número de individuos por 100 m³ (*L. hoestlandti* y *L. rugicauda*) o por 1000 m³ (*L. hookeri*) de agua filtrada.

Dado que los muestreos fueron diseñados para analizar los patrones de distribución temporal y longitudinal de la macrofauna estuarina, las estimaciones de densidad obtenidas son de escasa representatividad para analizar la migración horizontal ligada a la marea y la microdistribución de las especies de *Lekanesphaera* en los hábitats estuarinos (Marsden 1976). Por ello no se harán inferencias sobre estos aspectos en el texto. Por otro lado, para analizar los patrones temporales, las muestras obtenidas en cada fecha de muestreo se promediaron para obtener una estimación mensual única de todo el estuario; de forma similar, las distribuciones longitudinales a lo largo del estuario se establecieron de forma independiente a las situaciones de luz y marea, pero teniendo en cuenta las condiciones ambientales en las que se recolectaron los individuos.

Como medida de la entrada de agua dulce se utilizaron los volúmenes de agua dulce liberados desde la presa al estuario durante el mes anterior a cada fecha de muestreo (V_{30}), estimando a partir del flujo diario de agua dulce (m³ s⁻¹) proporcionado por la Confederación Hidrográfica del Guadalquivir. De forma similar, las precipitaciones se estimaron como el promedio de las precipitaciones registradas durante el mes anterior a cada fecha de muestreo (R_{30}) en la estación meteorológica Palacio, situada muy cerca del tramo estudiado del estuario.

date (V_{30}), and the rainfall ($L\ m^{-2}$) recorded during the month before each sampling date (R_{30}). Prior to their inclusion in regression analyses, turbidity, freshwater volume, rainfall, and density data were log-transformed ($x + 10^{-6}$) to normalize data and reduce the heterogeneity of variances. Only the variables with $P < 0.05$ were included in the final model and are shown in the text in decreasing order of importance (percentage of explained variance).

Graphical representations of the estuarine spatiotemporal pattern of environmental conditions (throughout the study period) and *Lekanesphaera* densities (during periods of high density: density > 1 ind $100\ m^{-3}$ for *L. hoestlandti* and *L. rugicauda*, and density > 0.1 ind $100\ m^{-3}$ for *L. hookeri*) were built using the kriging option (Surfer software) as gridding method. Additionally, to explore whether the spatiotemporal changes observed in the field distribution of the populations studied were or were not related to changes in the estuarine salinity and turbidity gradients, for each sampling date, the spatial, salinity-related, and turbidity-related distributions of each species are expressed, respectively, as the distance (D) from the river mouth (upstream), salinity (S), and turbidity (Tu) values at which the centre of mass (CM) of its estuarine distribution was located:

$$D_{CM} = \sum p_i D_i ; S_{CM} = \sum p_i S_i ; Tu_{CM} = \sum p_i Tu_i$$

where p_i is the proportion of individuals collected at sampling i , and D_i , S_i , and Tu_i are the distance, salinity, and turbidity, respectively, at which the sample was taken (expressions derived from Fortier and Leggett 1982). The Spearman rank coefficient was then used to estimate the relationship between D_{CM} , S_{CM} , and Tu_{CM} , and mean salinity and turbidity values in the estuarine stretch studied.

The spatial (longitudinal) segregation between each pair of *Lekanesphaera* species is estimated as the distance (km) between the positions at which the centres of mass of each species were located (for example, for species 1 and 2 overlap = $D_{CM1} - D_{CM2}$).

Results

Temporal distributions

Between May 1998 and October 2002, considerable temporal changes in environmental conditions occurred in the Guadalquivir Estuary. Water temperature was fairly homogeneous throughout the study period, although it showed the typical seasonal pattern of these latitudes (maximum values in summer and minimum in winter), as well as a slow decrease from midday to dawn each day. Turbidity also showed a more or less marked (depending on the year) seasonal pattern, with highest values in winter and lowest in summer. Conversely, salinity was strongly influenced by freshwater input, both from heavy rainfall and from dam releases, and only showed a consistent seasonal pattern during rainy years (fig. 3). Generally,

Para analizar la relación entre las variables ambientales y los cambios temporales en la densidad de las especies de *Lekanesphaera* se empleó el análisis de regresión múltiple por pasos, estimando los parámetros por el método de mínimos cuadrados. Las variables ambientales que se incluyeron en los análisis de regresión fueron la media mensual de la temperatura del agua (T , °C), la salinidad (S) y la turbidez (Tu , NTU), los volúmenes de agua dulce (hm^3) descargados desde la presa del estuario durante el mes anterior a cada fecha de muestreo (V_{30}) y las precipitaciones ($L\ m^{-2}$) registradas durante el mes anterior a cada fecha de muestreo (R_{30}). A fin de normalizar y reducir la heterogeneidad de varianzas de los datos, antes de su inclusión en los análisis de regresión, los datos de turbidez, volumen de agua dulce, precipitaciones y densidades fueron transformados logarítmicamente ($x + 10^{-6}$). Sólo las variables con $P < 0.05$ fueron incluidas en el modelo final y se muestran en el texto en orden decreciente de importancia (% de varianza explicada).

Las representaciones gráficas de los patrones espaciotemporales de las condiciones ambientales (a lo largo del periodo estudiado) y de las densidades de *Lekanesphaera* (durante los periodos de alta densidad: densidad > 1 ind $100\ m^{-3}$ para *L. hoestlandti* y *L. rugicauda*; densidad > 0.1 ind $100\ m^{-3}$ para *L. hookeri*) se construyeron usando la opción "kriging" (programa Surfer) como método de interpolación. De forma adicional, para comprobar si los cambios espaciotemporales en la distribución de campo de las poblaciones estudiadas estaban o no relacionados con los cambios en los gradientes de salinidad y turbidez, para cada fecha de muestreo, la distribución espacial y con respecto a la salinidad y la turbidez de cada especie se expresaron, respectivamente, como los valores de la distancia (D) desde la desembocadura del río (aguas arriba), de la salinidad (S) y de la turbidez (Tu) en los que se localizaba el centro de masas (CM) de su distribución en el estuario:

$$D_{CM} = \sum p_i D_i ; S_{CM} = \sum p_i S_i ; Tu_{CM} = \sum p_i Tu_i$$

donde p_i es la proporción de individuos recolectados en la muestra i , y D_i , S_i y Tu_i la distancia, salinidad y turbidez, respectivamente, en las que la muestra fue tomada (expresiones derivadas de Fortier y Leggett 1982). Posteriormente, para estimar la relación entre D_{CM} , S_{CM} y Tu_{CM} y los promedios de salinidad y turbidez en el tramo en estudio del estuario se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman.

La segregación (longitudinal) espacial entre cada par de especies de *Lekanesphaera* se estimó como la distancia (km) entre las posiciones en las que se localizaban los centros de masas de cada especie (por ejemplo, el solapamiento de las especies 1 y 2 = $D_{CM1} - D_{CM2}$).

Resultados

Distribuciones temporales

Entre mayo de 1998 y octubre de 2002 tuvieron lugar importantes cambios temporales en las condiciones

the warm period (early spring to late autumn) was characterized by relatively low turbidity, high salinity, and moderate inter-year variation in environmental conditions, whereas in winter both inter-month and inter-year changes in environmental conditions were stronger (fig. 3).

Lekanesphaera hoestlandti showed significant temporal changes in density during the study period (fig. 3). The highest density values were generally recorded during the warm period (late spring/early autumn) and always coinciding with a period of high salinity in the estuary. Nevertheless, in years with a rainy spring, its density was moderate or low throughout the year. Consequently, considerable inter-year differences in *L. hoestlandti* density were observed, with maximum annual average densities occurring in dry spring years (fig. 3).

Lekanesphaera rugicauda was a permanent resident of the estuary, but it also showed considerable temporal changes in density (fig. 3). Its density displayed a clear seasonal pattern, reaching maximum values in spring and early summer and minimum values in autumn and winter, although with some exceptions, such as in autumn 2001. Generally, inter-year density differences for *L. rugicauda* were smaller than for the other two species studied (fig. 3).

Lekanesphaera hookeri was also permanently present in the estuary, but it was much less abundant than the other two species and its density did not show a clear seasonal pattern. Indeed, throughout the study period, three main peaks in density were observed (June 1998, December 2000, and November–December 2001). The exceptionally higher density recorded in December 2000 coincided with a very low estuarine salinity due to extremely high freshwater input (fig. 3).

Stepwise least-squares multiple regression analysis of *L. hoestlandti* density against environmental variables showed that 65.7% of the total observed variance in *L. hoestlandti* density was explained by salinity (S), freshwater volume discharged from the dam to the estuary during the month before (V_{30}), and turbidity (Tu) according to the following model:

$$\text{Log } (L. \text{ hoestlandti density}) = 1.10 + 0.47 S - 1.09 \text{ Log } (V_{30}) - 0.80 \text{ Log } (Tu)$$

where the density of *L. hoestlandti* was expressed as the number of individuals collected per 100 m³ of filtered water, volume of freshwater in hm³, and turbidity in NTU. Nevertheless, salinity alone explained 59.4% of the total variance shown by the *L. hoestlandti* density.

For *L. rugicauda*, temperature was the only variable retained by the model ($P < 0.05$) and explained 17.0% of the total variance of the dependent variable. Furthermore, the water temperature recorded two months later [$T_{(+2)}$] explained 30.1% of the total variance according to the following model:

$$\text{Log } (L. \text{ rugicauda density}) = -2.89 + 0.16 T_{(+2)}$$

where the density of *L. rugicauda* was expressed as the number of individuals collected per 100 m³ of filtered water and temperature in °C.

ambientales del estuario del Guadalquivir. La temperatura del agua fue bastante homogénea a lo largo de todo el periodo estudiado, aunque mostró el típico patrón estacional de estas latitudes (valores máximos en verano, mínimos en invierno), así como un lento decrecimiento diario desde el mediodía hasta el atardecer. La turbidez mostró también un patrón estacional más o menos marcado (dependiendo de los años), alcanzando sus valores más altos en invierno y a principios de verano. En cambio, la salinidad estuvo fuertemente influenciada por la entrada de agua dulce, procedente de las fuertes precipitaciones y de la liberación de la presa, y sólo mostró un patrón estacional claro en los años lluviosos (fig. 3). Generalmente, el

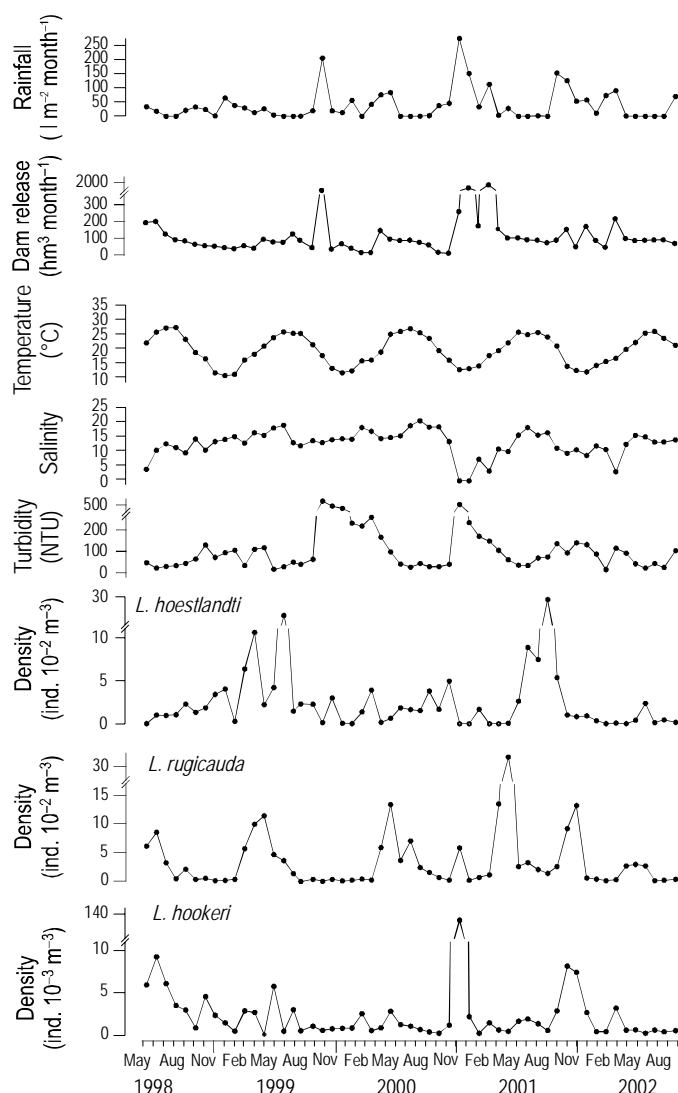


Figure 3. Monthly mean values of environmental variables (rainfall, freshwater input, water temperature, salinity, turbidity) and *Lekanesphaera* species densities in the Guadalquivir Estuary from May 1998 to October 2002.

Figura 3. Promedios mensuales de las variables ambientales (precipitaciones, entrada de agua dulce, temperatura del agua, salinidad y turbidez) y de las densidades de las especies de *Lekanesphaera* en el Estuario del Guadalquivir desde mayo de 1998 a octubre de 2002.

Finally, for *L. hookeri*, the rainfall ($L\ m^{-2}$) recorded during the month before (R_{30}) was the only variable retained by the model ($P < 0.05$) and explained only 15.6% of the total variance of its density:

$$\text{Log} (L. \textit{hookeri} \text{ density}) = -0.58 + 0.22 \text{ Log} (R_{30})$$

where the density of *L. hookeri* was expressed as the number of individuals collected per 1000 m^3 of filtered water and rainfall in $L\ m^{-2}$.

Spatial distribution

On each sampling date, temperature was fairly homogeneous along the estuary; however salinity displayed a clear longitudinal gradient, gradually decreasing upstream. On average, Tarfía (32 km from the river mouth) was situated at the upper limit of the oligohaline zone (salinity < 5), while La Esparraguera (20 km) and Bonanza (8 km) were situated in the mesohaline (5 to 18) and polyhaline (18–30) zones, respectively. Regarding turbidity, higher values and higher variability usually occurred 32 km from the river mouth, while lower values were observed at the outer sampling sites (fig. 4).

Lekanesphaera rugicauda, with an average abundance of 3.63 ind 100 m^{-3} , was the most abundant species within the estuary; its density generally increased downstream, though maximal density was occasionally observed at the intermediate sampling site. *Lekanesphaera hoestlandti* also showed increased density further downstream and was relatively abundant, with an average density of 2.96 ind 100 m^{-3} . *Lekanesphaera hookeri* was the least abundant species, with an average abundance of 0.40 ind 100 m^{-3} ; on average, its maximum density occurred 32 km from the river mouth, but its spatial distribution showed considerable changes during the study period (fig. 4).

Irrespective of water temperature, *L. hoestlandti* showed a narrow spatial distribution, tending to congregate in the outer estuarine zone. The spatial distribution of *L. rugicauda* was wider than that of *L. hoestlandti* and showed higher temporal variation, with maximal densities occurring in the outer zone in spring and autumn, but tending to occur further upstream in summer. Finally, *L. hookeri* displayed the widest distribution of the three species and did not show a clear spatial pattern (fig. 4). Thus, when the spatial distribution was summarized as the position of the centre of mass of their populations (D_{CM}), the highest spatial pair-wise overlap was between *L. hookeri* and *L. rugicauda* populations, whose respective centres of mass were 3.2 ± 1.0 km distant from each other, on average. Conversely, the minimal spatial overlap was between the populations of *L. hoestlandti* and the other two species, with an average distance between their centres of mass of 9.8 ± 0.8 and 13.0 ± 1.0 km with respect to those of *L. rugicauda* and *L. hookeri*, respectively. In fact, during the periods of high density, the spatiotemporal distribution pattern of *L. hoestlandti* was rather complementary to those of the other two species (fig. 4).

periodo templado (primavera temprana a otoño tardío) se caracterizó por una turbidez relativamente baja, una elevada salinidad y una moderada variación interanual en las condiciones ambientales, mientras que en invierno los cambios en las condiciones ambientales intermensuales e interanuales fueron más fuertes (fig. 3).

Lekanesphaera hoestlandti mostró cambios temporales significativos en su densidad durante el periodo estudiado (fig. 3). Los valores más altos de densidad se registraron generalmente durante el periodo templado (primavera tardía-otoño temprano) y siempre coincidiendo con un periodo de alta salinidad en el estuario. No obstante, en los años con una primavera lluviosa, su densidad fue moderada o baja a lo largo de todo el año. En consecuencia, se observaron considerables diferencias interanuales en la densidad de *L. hoestlandti*, con promedios de densidades máximas anuales en años con primaveras secas (fig. 3).

Aunque *L. rugicauda* fue un habitante permanente del estuario, también presentó importantes cambios temporales de densidad (fig. 3). Su densidad mostró un claro patrón estacional, alcanzando los máximos valores en primavera-verano temprano y los mínimos en otoño-invierno, aunque con algunas excepciones, como en otoño de 2001. Generalmente, las diferencias de densidades interanuales fueron menores que en las otras dos especies estudiadas (fig. 3).

Lekanesphaera hookeri estuvo también permanentemente presente en el estuario, pero fue mucho menos abundante que las otras dos especies y su densidad no mostró un patrón estacional claro. De hecho, durante el periodo estudiado sólo se observaron tres picos principales de densidad (junio de 1998, diciembre de 2000 y noviembre-diciembre de 2001). De ellos, la densidad excepcionalmente elevada observada en diciembre de 2000 coincidió con una salinidad muy baja en el estuario debida a la extremadamente elevada entrada de agua dulce (fig. 3).

El análisis de regresión múltiple, por el método de mínimos cuadrados, de la densidad de *L. hoestlandti* frente a las variables ambientales evidenció que el 65.7% de la varianza total observada en la densidad de *L. hoestlandti* se explicaba mediante la salinidad (S), el volumen de agua dulce descargada desde la presa del estuario durante el mes anterior (V_{30}) y la turbidez (Tu), de acuerdo con el siguiente modelo:

$$\text{Log} (\text{densidad } L. \textit{hoestlandti}) = 1.10 + 0.47 S - 1.09 \text{ Log} (V_{30}) - 0.80 \text{ Log} (Tu)$$

donde la densidad de *L. hoestlandti* se expresó como el número de individuos recolectados por 100 m^3 de agua filtrada, el volumen de agua dulce en hm^3 y la turbidez en NTU. No obstante, la salinidad por sí sola explicó un 59.4% del total de la varianza mostrada por la densidad de *L. hoestlandti*.

Para *L. rugicauda* la temperatura fue la única variable retenida por el modelo ($P < 0.05$) y explicó el 17.0% de la varianza total de la variable dependiente. Además, la temperatura del

Salinity- and turbidity-related distributions

From the analysis of the temporal variation in salinity-related distribution (measured as S_{CM}) of each species, it can be concluded that *L. hoestlandti* usually inhabits the polyhaline zone of the estuary, while *L. rugicauda* and *L. hookeri* are found mainly in the mesohaline and oligohaline zones (fig. 5). Moreover, *L. hoestlandti* moved upstream (significantly higher D_{CM} values) as salinity increased and, as a result, its position along the salinity gradient did not change significantly (no significant correlation between mean salinity and S_{CM}). Conversely, no significant correlations were observed between the mean estuarine salinity and D_{CM} of *L. rugicauda* and *L. hookeri*; thus, for both species, S_{CM} increased when salinity did (fig. 5).

Concerning the turbidity-related distribution (measured as Tu_{CM}), *L. rugicauda* and *L. hookeri* populations seemed to be evenly spread out along the study area regardless of the turbidity, while *L. hoestlandti* showed a distribution clearly biased to the less turbid mass of water (fig. 5). Indeed, a significant correlation was only observed between mean turbidity and D_{CM} for *L. hoestlandti*. Thus, when the turbidity increased in the estuary, values of Tu_{CM} also increased for *L. rugicauda* and *L. hookeri* (significant correlation between mean turbidity and Tu_{CM} ; fig. 5).

In summary, during the period of high density, *L. hoestlandti* seemed to keep its population primarily within a certain range of salinity, and secondarily of turbidity, by longitudinal displacement inside the estuary, whereas the other two species did not.

Discussion

Although *L. rugicauda* and *L. hookeri* are Sphaeromatidae species with a wide distribution in European estuaries, they are usually dominant in different estuarine habitats (Harvey 1969, Naylor 1972, Barnes 1989, Dexter 1992, Montaudouin and Sauriau 2000, Zettler 2001, Junoy and Castelló 2003). In particular, *L. rugicauda* mainly lives in estuarine brackish water (mesohaline and oligohaline zones), while *L. hookeri* prefers more stagnant and often less saline water (Jacobs 1987). Simultaneously, *Sphaeroma serratum* (Fabricius 1787) and/or *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli 1934) are abundant at the mouths of European estuaries (polyhaline and euhaline zones) and in coastal lagoons (Kerambroun 1970, Rodrigues and Dauvin 1987). In contrast, in Bou Regreg, an Atlantic estuary of the Moroccan shore, although *L. rugicauda* also dominates the mesohaline and oligohaline zones, the polyhaline and euhaline zones are inhabited by *L. hoestlandti* (Elkaïm 1976). Hence, the composition and distribution of Sphaeromatidae species in the Guadalquivir Estuary seem to fit the estuarine pattern of Africa better than that of Europe. A similar situation has also been observed for mysid species in the estuary studied: in addition to the widespread *Neomysis integer* (Van Beneden 1861) and *Mesopodopsis slabberi* (Leach 1814),

agua registrada dos meses más tarde [$T_{(+2)}$] explicó un 30.1% del total de la varianza, de acuerdo con el siguiente modelo:

$$\text{Log } (L. \text{ rugicauda density}) = -2.89 + 0.16 T_{(+2)}$$

donde la densidad de *L. rugicauda* se expresó como el número de individuos recolectados por 100 m³ de agua filtrada y la temperatura en grados Celsius.

Finalmente, para *L. hookeri*, la precipitación ($L \text{ m}^{-2}$) registradas durante el mes anterior (R_{30}) fue la única variable retenida por el modelo ($P < 0.05$) y sólo explicó el 15.6% de la varianza total de su densidad:

$$\text{Log } (L. \text{ hookeri density}) = -0.58 + 0.22 \text{ Log } (R_{30})$$

donde la densidad de *L. hookeri* se expresó como el número de individuos recolectados por 1000 m³ de agua filtrada y las precipitaciones en $L \text{ m}^{-2}$.

Distribuciones espaciales

En cada fecha de muestreo, la temperatura fue bastante homogénea a lo largo del estuario. Sin embargo, la salinidad mostró un significativo gradiente longitudinal, decreciendo gradualmente río arriba. Por término medio, Tarfía (a 32 km desde la desembocadura del río) se situó en el límite superior de la zona oligohalina (salinidad < 5), mientras que La Esparraguera (a 20 km) y Bonanza (a 8 km) se situaron en las áreas mesohalina (5 a 18) y polihalina (18 a 30), respectivamente. Respecto a la turbidez, los valores más altos y la variabilidad más elevada normalmente ocurrieron a 32 km de la desembocadura del río, mientras que los valores más bajos se observaron en las estaciones de muestreo más externas (fig. 4).

Lekanesphaera rugicauda fue la especie más abundante del estuario, con una abundancia media de 3.63 ind 100 m⁻³; su densidad generalmente aumentó río abajo, aunque en algunas ocasiones la densidad máxima se observó en la estación de muestreo intermedia. También *L. hoestlandti* presentó un incremento de densidad río abajo y fue relativamente abundante, con una densidad media de 2.96 ind 100 m⁻³. Finalmente, *L. hookeri* resultó ser la especie menos abundante, con una densidad media de 0.40 ind 100 m⁻³; por término medio, su densidad máxima ocurrió a 32 km de la desembocadura del río, pero su distribución espacial mostró cambios importantes durante el periodo de estudio (fig. 4).

Independientemente de la temperatura del agua, *L. hoestlandti* presentó una distribución espacial más restringida, tendiendo a congregarse en la zona más externa del estuario. La distribución espacial de *L. rugicauda* fue más amplia que la de la anterior y mostró una mayor variación temporal, con densidades máximas en la zona más externa en primavera y otoño, pero tendiendo a desplazarse la población río arriba en verano. Finalmente, *L. hookeri* mostró la distribución más amplia de las tres especies y no presentó un claro patrón espacial (fig. 4). En consecuencia, cuando la distribución espacial se expresó

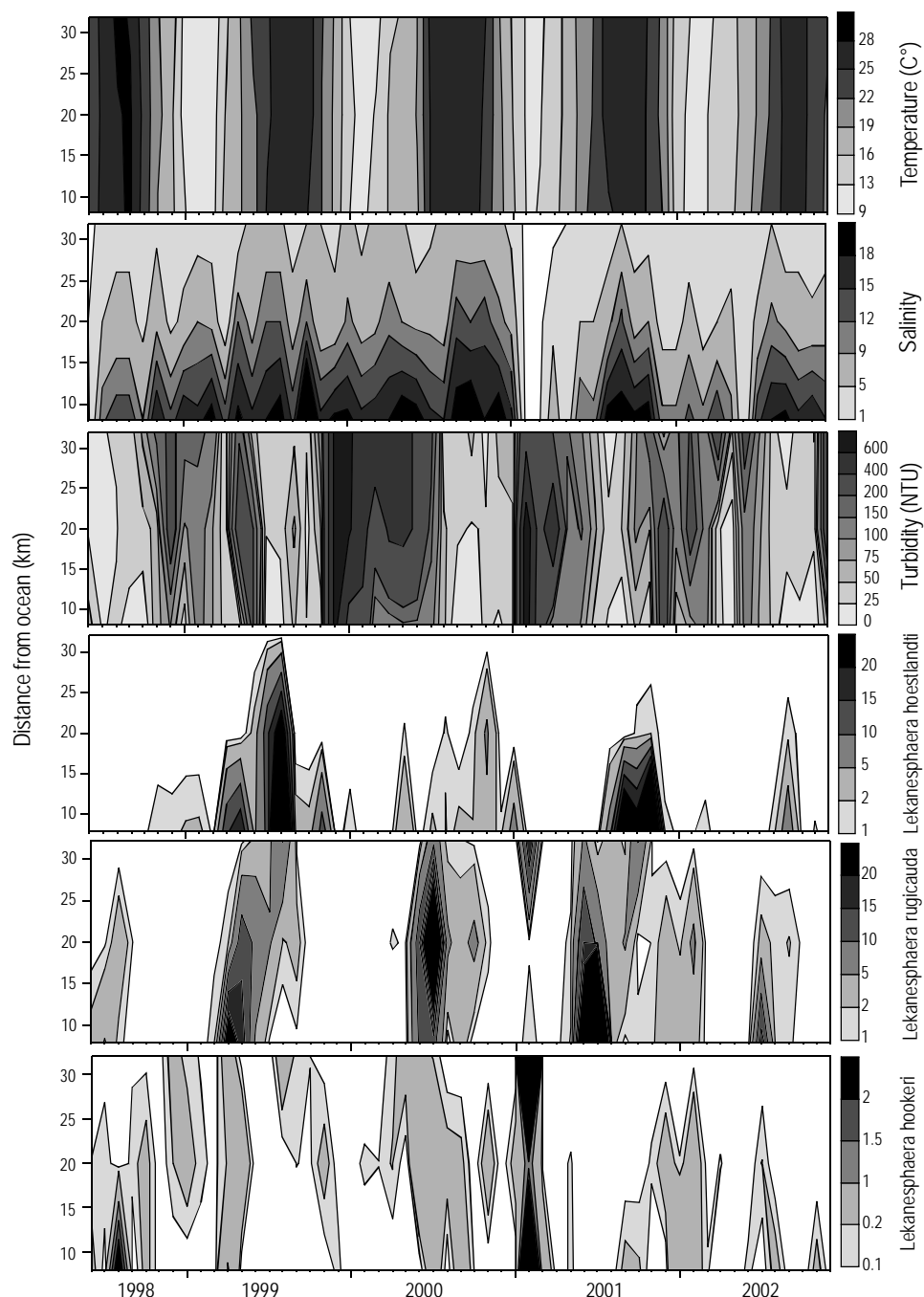


Figure 4. Spatial (y axis) and temporal (x axis) changes of water temperature, salinity, and turbidity in the last 32 km of the Guadalquivir Estuary from May 1998 to October 2002, as well as *Lekanesphaera* densities (number of individuals per 100 m³) during the period of high density values (>1 and 100 m⁻³ for *L. hoestlandti* and *L. rugicauda*; >0.1 and 100 m⁻³ for *L. hookeri*). Contour line values of each variable as indicated in the colour pattern bars.

Figura 4. Cambios espaciales (eje Y) y temporales (eje X) de la temperatura del agua, salinidad y turbidez en los últimos 32 km del Estuario del Guadalquivir desde mayo de 1998 a octubre de 2002, así como de las densidades de *Lekanesphaera* (n° individuos por 100 m³) durante los periodos de altas densidades (>1 ind 100 m⁻³ para *L. hoestlandti* y *L. rugicauda*; >0.1 ind 100 m⁻³ para *L. hookeri*). Los valores de las líneas de contorno de cada variable son indicados por el patrón de colores de las barras.

which are common inhabitants of mesohaline and oligohaline zones, respectively, of European estuaries (Sorbe 1981, Cattrijsse *et al.* 1994), *Rhopalophthalmus tartessicus* (Vilas, Drake and Sorbe 2008) lives in the polyhaline zone of the Guadalquivir Estuary (Vilas *et al.* 2007). In other European

como la posición en que se encontraba el centro de masas de cada población (D_{CM}), el mayor solapamiento espacial ocurrió entre las poblaciones de *L. hookeri* y *L. rugicauda*, cuyos respectivos centros de masas distaban, por término medio, 3.2 ± 1.0 km el uno del otro. En cambio, el mínimo solapamiento

estuaries, this latter zone is usually colonized by other mysid species, such as *Praunus flexuosus* (Mauchline 1971, McLusky *et al.* 1982), which are not present in the Guadalquivir Estuary, while in African estuaries it is colonized by species of the genus *Rhopalophthalmus*, such as *R. terranatalis* in the Sundays estuary (Wooldridge 1986). Moreover, *L. hoestlandti* and *R. mediterraneus* have also been observed in other coastal systems of the Gulf of Cadiz (Drake *et al.* 1997), suggesting that the parallelism observed between the Guadalquivir Estuary and African estuaries is the rule rather than the exception in the SW Iberian Peninsula. Indeed, there are several more reported examples of African species whose northern limit corresponds to the southern Iberian Peninsula and vice versa (Rodríguez *et al.* 1997, Junoy and Castelló 2003).

Due to the steep salinity gradient that habitually exists in estuaries, the capacity of tolerating a wide range of salinities (euryhalinity) is a very common characteristic of their inhabitants (Kinne 1971, Gilles and Péqueux 1983). According to the criterion that aquatic invertebrates tolerating salinity ranges from 10 to 30 (range width) are euryhaline (Kinne 1971), the salinity-related distribution of the species studied within the Guadalquivir Estuary indicates that they can all be considered euryhaline, albeit to a different extent. The high effect of salinity on the density of *L. hoestlandti* (the former variable explaining 59.4% of the total variance of the latter), as well as its much more restricted spatial and salinity-related distributions, almost exclusively confined to the last 8 km of the estuary (except during dry periods) and to water salinity > 15, suggest a relatively moderate euryhalinity. Conversely, the positive effect of rainfall on the density of *L. hookeri* supports its linkage to the estuarine freshwater input from associated habitats, while its widespread spatial and salinity-related distributions imply stronger euryhalinity in this species. Finally, the non-significant correlation between the density of *L. rugicauda* and salinity (the stepwise multiple regression model did not include it) also indicates strong euryhalinity for this species. In fact, when salinity increased in the estuary, the S_{CM} values of *L. rugicauda* and *L. hookeri* also did (fig. 5), whereas the salinity-related distribution of the *L. hoestlandti* population seemed to be independent of the level of salinization of the estuary (no significant correlation between its S_{CM} and mean estuarine salinity). Since a species that expends less energy on osmoregulation may have a competitive advantage over other species (Vernberg 1982), a connection between euryhalinity and field distribution is expected. According to the information available for other *Lekanesphaera* populations, both *L. rugicauda* and *L. hookeri* seem to be very good osmoregulators in brackish water, whereas in diluted water (2%) *L. rugicauda* needs a longer time than *L. hookeri* to reach a constant inner concentration; in contrast, *L. rugicauda* osmoregulates even in concentrated seawater (45%), whereas *L. hookeri* does not (Frier 1976). There is no information on the osmoregulatory ability of *L. hoestlandti*, but its sibling species *L. serratum* is a weak osmoregulator at salinity below 25 (Charmantier and Charmantier-Daures 1994). Thus, while the field distribution

espacial ocurrió entre las poblaciones de *L. hoestlandti* y las otras dos especies, con una distancia media de 9.8 ± 0.8 y 13.0 ± 1.0 km entre el centro de masas de la primera y de *L. rugicauda* y *L. hookeri*, respectivamente. De hecho, durante los periodos de alta densidad, el patrón espaciotemporal de *L. hoestlandti* resultó ser complementario a los de las otras dos especies (fig. 4).

Distribuciones en relación con la salinidad y la turbidez

Según el análisis de la variación temporal de la distribución de cada especie con respecto a la salinidad (medida como S_{CM}), se puede concluir que *L. hoestlandti* normalmente habita en la zona polihalina del estuario, mientras que *L. rugicauda* y *L. hookeri* lo hacen principalmente en las zonas mesohalina y oligohalina (fig. 5). Además, *L. hoestlandti* se desplazó río arriba (valores de D_{CM} significativamente más altos) cuando la salinidad del estuario aumentó y, como resultado, su posición en el gradiente salino no cambió significativamente (ausencia de correlación significativa entre la salinidad media y S_{CM}). En cambio, no se observaron correlaciones significativas entre la salinidad media del estuario y D_{CM} de *L. rugicauda* y *L. hookeri*; por tanto, en ambas especies, S_{CM} aumentó con la salinidad del estuario (fig. 5).

Respecto a la distribución en relación con la turbidez (medida como Tu_{CM}), las poblaciones de *L. rugicauda* y *L. hookeri* se distribuyeron homogéneamente a lo largo del tramo en estudio con independencia de la turbidez, mientras que *L. hoestlandti* presentó una distribución claramente desplazada hacia la masa de agua menos turbia (fig. 5). En efecto, sólo se observó una correlación significativa entre la turbidez media del agua y D_{CM} para *L. hoestlandti*. Por tanto, cuando la turbidez aumentó en el estuario, los valores de Tu_{CM} también aumentaron para *L. rugicauda* y *L. hookeri* (correlación significativa entre la turbidez media y Tu_{CM} ; fig. 5).

En resumen, durante el periodo de alta densidad, *L. hoestlandti* pareció mantener su población dentro de un mismo rango de salinidad, y secundariamente de turbidez, a través de un desplazamiento longitudinal en el estuario, mientras que las otras dos especies no lo hicieron.

Discusión

Aunque *L. rugicauda* y *L. hookeri* son especies de la familia Sphaeromatidae con una amplia distribución en estuarios europeos, son normalmente dominantes en diferentes hábitats estuarinos (Harvey 1969, Naylor 1972, Barnes 1989, Dexter 1992, Montaudouin y Sauriau 2000, Zettler 2001, Junoy y Castelló 2003). En particular, *L. rugicauda* vive fundamentalmente en aguas salobres estuarinas (zonas mesohalinas y oligohalinas), mientras que *L. hookeri* prefiere agua más estancada y a menudo menos salina (Jacobs 1987). Simultáneamente, *Sphaeroma serratum* (Fabricius 1787) y/o *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli 1934) son abundantes en las desembocaduras de los estuarios europeos (zonas polihalinas y eurihalinas) y

observed for *L. hoestlandti* within the Guadalquivir Estuary may be primarily governed by salinity, this variable alone cannot explain the salinity-related segregation observed between this species and *L. rugicauda* nor the low density of *L. hookeri* in the meso- and oligohaline zones of the study area. Nevertheless, since variability in the osmoregulatory capacity of geographically-separated populations of *Lekanesphaera* has been reported (Harris and Thuet 1987), specific studies on the osmoregulatory capability and tolerance to salinity changes of the populations studied would be needed before more definitive conclusions can be reached. Moreover, since sediments from the mesohaline zone of the Guadalquivir Estuary seem to be more metal bioavailable than those from the upper estuary (Martín-Díaz *et al.* 2006), specific studies on the metal tolerance of the species studied could also help to better understand the field distribution observed.

Regarding the effect of turbidity on the species, a clear bias to less turbid waters was observed in the distribution of the *L. hoestlandti* population, and there was also a moderate correlation between the mean turbidity in the estuary and its spatial distribution (Tu_{CM} in fig. 5). In the study area the more saline water showed lower turbidity and vice versa, so such a turbidity-related distribution could be just a consequence of the previously discussed salinity-related distribution of the species (fig. 5). Nevertheless, the results of the step-wise regression analysis between environmental variables and the density of *L. hoestlandti* suggested that, although salinity was the main factor determining its density, there was a moderate additional negative effect of turbidity on the estuarine density of this species. Conversely, no significant effect of turbidity on the spatial distribution of *L. rugicauda* and *L. hookeri* was observed. Hence, at least for the turbidity range obtained in the Guadalquivir Estuary, turbidity does not seem to be a predominant factor in determining the estuarine distribution of *Lekanesphaera* species. To our knowledge, there are no studies on the turbidity-related distribution of *Lekanesphaera* species in other estuaries that would permit such a hypothesis to be confirmed or refuted.

In the Guadalquivir Estuary, water temperature showed a notably seasonal pattern, although it was fairly homogeneous along the length of the study area. Thus, although water temperature may not have been relevant in determining the longitudinal distribution of the species studied, it could have affected their seasonal density pattern. On this point, *L. rugicauda* densities showed a positive correlation with water temperature, being the only variable included in the model by the step-way regression analysis. Nevertheless, since higher *L. rugicauda* densities tended to be found in spring and early summer irrespective of water salinity, such correlation was maximal with the water temperature recorded two months later, suggesting that it was not a direct effect of absolute temperature values. In temperate estuaries, the spring increase in water temperature usually determines the onset of the reproductive period as well as an increase in growth rates in many estuarine and lagoon species (Wooldridge 1986; Drake and

en las lagunas costeras (Kerambrun 1970, Rodrigues y Dauvin 1987). Por el contrario, en el Bou Regreg, un estuario en el Atlántico de la costa marroquí, aunque *L. rugicauda* también domina las zonas meso- y oligohalina, *L. hoestlandti* habita en las zonas polihalinas y eurihalinas (Elkaïm 1976). Por tanto, la composición y distribución de las especies de la familia Sphaeromatidae en el Estuario del Guadalquivir parece ajustarse mejor al patrón de los estuarios africanos que al de los europeos. También se observó una situación similar para las especies de misidáceos del estuario en estudio: además de *Neomysis integer* (Van Beneden 1861) y *Mesopodopsis slabberi* (Leach 1814), especies ampliamente distribuidas en los estuarios europeos en los que habitualmente habitan en las zonas mesohalinas y oligohalinas respectivamente (Sorbe 1981, Cattrijsse *et al.* 1994), *Rhopalophthalmus tartessicus* Vilas, Drake y Sorbe, 2008 vive en la zona polihalina del Estuario del Guadalquivir (Vilas *et al.* 2006). En otros estuarios europeos, esta última zona está normalmente colonizada por otras especies de misidáceos como *Praunus flexuosus* (Mauchline 1971, McLusky *et al.* 1982), especie ausente en el Estuario del Guadalquivir; mientras que en los estuarios africanos lo está por especies del género *Rhopalophthalmus*, como *R. terranatalis* en el estuario del Sundays (Wooldridge 1986). Es más, *L. hoestlandti* y *R. mediterraneus* también han sido observadas en otros sistemas costeros del Golfo de Cádiz (Drake *et al.* 1997), lo que indica que el paralelismo observado entre el Estuario del Guadalquivir y los estuarios africanos es más la norma que la excepción en el SO de la Península Ibérica. En efecto, hay varios ejemplos más registrados de especies africanas cuyo límite septentrional corresponde al sur de la Península Ibérica y viceversa (Rodríguez *et al.* 1997, Junoy y Castelló 2003).

Debido al elevado gradiente de salinidad que habitualmente existe en los estuarios, la capacidad de tolerancia de un amplio rango de salinidad (eurohalinidad) es una característica muy común de sus habitantes (Kinne 1971, Gilles y Péqueux 1983). De acuerdo con el criterio de que los invertebrados acuáticos que toleran rangos de salinidad de entre 10 y 30 unidades son eurihalinos (Kinne 1971), la distribución con respecto a la salinidad de las especies estudiadas en el Estuario del Guadalquivir indica que todas ellas se pueden considerar eurihalinas, aunque en diferente grado. El elevado efecto de la salinidad sobre la densidad de *L. hoestlandti* (explicando la primera variable un 59.4% de la varianza total en la última), junto con sus mucho más restringidas distribuciones espacial y con respecto a la salinidad, ya que esta especie está confinada casi exclusivamente a los últimos 8 km del estuario (excepto en periodos secos) y a salinidades > 15, indican una eurihalinidad relativamente moderada; por el contrario, el efecto positivo de las precipitaciones sobre la densidad de *L. hookeri* confirma el vínculo entre su mayor densidad y la entrada de agua dulce al estuario desde hábitats asociados, mientras que su amplia distribución espacial y con respecto a la salinidad implica una eurihalinidad más fuerte de la especie. Finalmente, la ausencia de una correlación significativa entre la densidad de *L.*

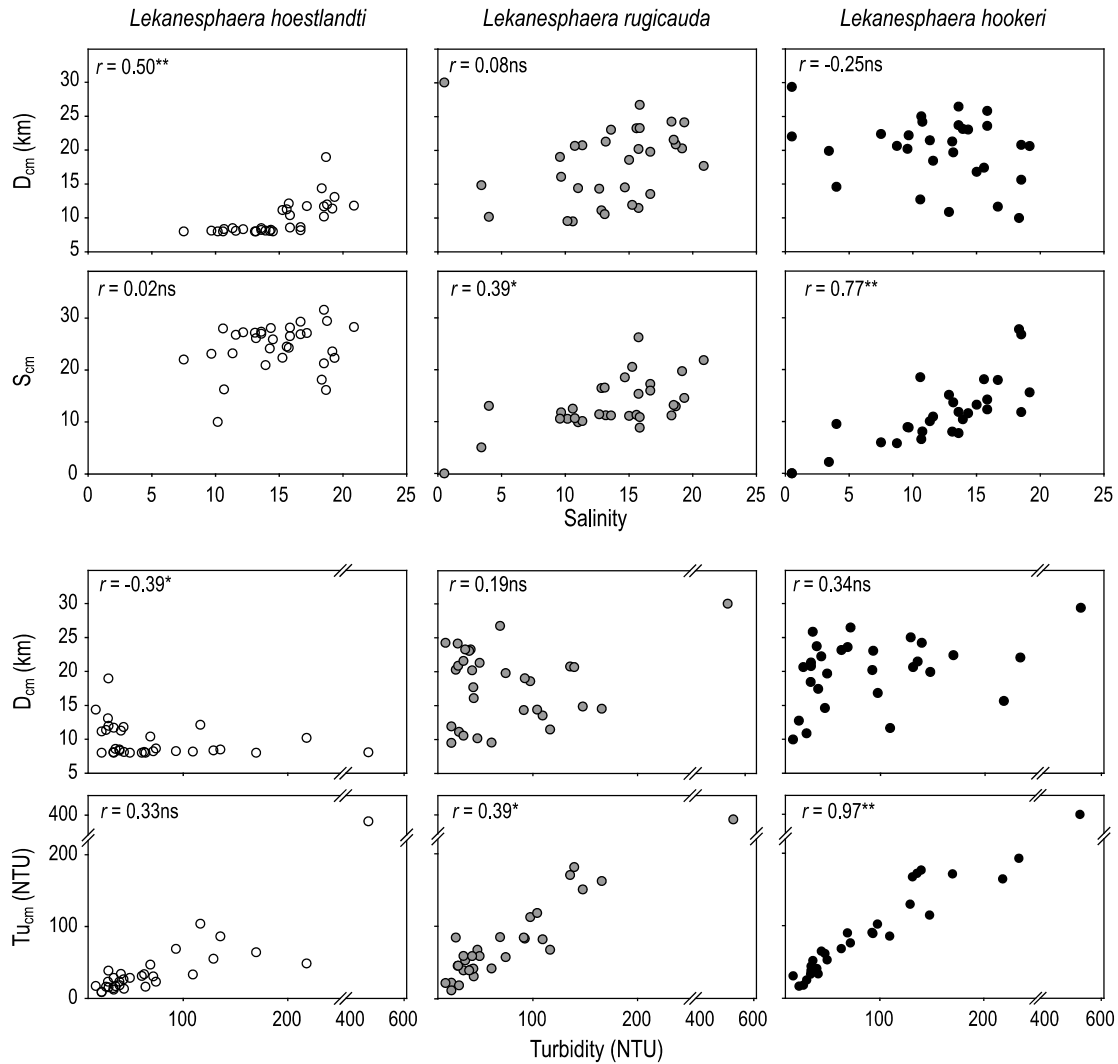


Figure 5. Distance (D_{CM}), salinity (S_{CM}), and turbidity (Tu_{CM}) at which the centres of mass of *Lekanesphaera* populations were situated (y axis) in terms of the mean salinity and turbidity water values in the estuary (x axis) during the period of high density of each *Lekanesphaera* species (>1 and 100 m^{-3} for *L. hoestlandti* and *L. rugicauda*; >0.1 and 100 m^{-3} for *L. hookeri*).

Figura 5. Distancia (D_{CM}), salinidad (S_{CM}) y turbidez (Tu_{CM}) a las que se encontraban los centros de masa de las poblaciones de *Lekanesphaera* (eje Y) en función de la salinidad y turbidez medias del agua en el estuario (eje X) durante el periodo de alta densidad de cada especie de *Lekanesphaera* (>1 ind 100 m^{-3} para *L. hoestlandti* y *L. rugicauda*; $>0,1$ ind 100 m^{-3} para *L. hookeri*).

Arias 1995a, b; Ferreira *et al.* 2004). However, in a lagoon population of *L. hookeri*, sexual activity was found to be regulated not by temperature but by changes in the day length; that is, as soon as the days began to lengthen, sexual activity increased and vice versa (Kouwenberg and Pinkster 1985). In the ecosystem studied, both variables (water temperature and day length) co-vary tightly and their effects tend to be confused. Hence, it is reasonable to hypothesize that water temperature (and/or day length) may have been modulating the observed seasonal density patterns of *L. rugicauda* via reproductive and growth rates. For *L. hoestlandti*, a certain interaction of water temperature and salinity seems to occur; to be more precise, *L. hoestlandti* density reached higher values when estuarine salinization (mean salinity > 15) occurred in late spring and early summer than in other seasons (fig. 4).

rugicauda y la salinidad (el modelo de regresión múltiple por pasos no la incluyó) indica una fuerte eurihalinidad también para esta especie. De hecho, cuando la salinidad aumentó en el estuario también lo hicieron los valores de S_{CM} de *L. rugicauda* y *L. hookeri* (fig. 5), mientras que la posición de la población de *L. hoestlandti* en el gradiente salino pareció ser independiente del nivel de salinización del estuario (correlación no significativa entre su S_{CM} y la salinidad media del estuario). Puesto que una especie que gasta menos energía en osmoregulación podría tener una ventaja competitiva sobre otras especies (Vernberg 1982), cabe esperar que exista una conexión entre la eurihalinidad y la distribución de campo de cada especie. De acuerdo con la información disponible sobre otras poblaciones de *Lekanesphaera*, *L. rugicauda* y *L. hookeri* parecen ser muy buenas osmoreguladoras en agua salobre, mientras

Consequently, due to the predominant role of salinity in this species, temperature did not show a significant effect on the temporal pattern of its density (temperature was not included in the regression model). Finally, because the main river course is not its usual habitat, a seasonal pattern was not observed for *L. hookeri*. In fact, *L. hookeri* is the dominant *Lekanesphaera* species in more stagnant lateral ponds and channels (unpublished data) and, as a result, its estuarine peaks in abundance were mainly associated with periods of high freshwater input.

Sibling species usually replace each other in different estuarine and lagoon habitats (Kerambrun 1970, Barnes 1980) or develop differences in characteristics between sympatric and allopatric populations to minimize inter-species competition (Frier 1979). In this context, between the two most abundant *Lekanesphaera* species, *L. hoestlandti* and *L. rugicauda*, the study found a clear spatial segregation (an average lag of 9.8 km between their respective D_{CM}), as well as an alternation of their density peaks during the warm period (fig. 4). *A priori*, the greater abundance of potential predators (small fish and crustacean decapods) in the less turbid and more saline outer estuary (Drake *et al.* 2002, Cuesta *et al.* 2006) could have contributed to the upstream displacement of the more euryhaline *L. rugicauda*. However, this species was not found in the stomachs of its main potential predators (Baldó and Drake 2002), suggesting that predators were not determining its spatial distribution. Similarly, the widespread spatial distribution of *L. rugicauda* within the estuary during its periods of high density (D_{CM} values between 9.5 and 30.0 km) seems to indicate that the availability of suitable habitats in the different zones of the estuary was not a limiting factor for the distribution of *L. rugicauda*. Hence, as previously suggested for the mysids *N. integer* and *R. tartessicus*, also usual inhabitants of the oligo- and polyhaline zones of the Guadalquivir Estuary, respectively (Vilas *et al.* 2006), it is assumed that the more euryhaline *L. rugicauda* avoids the more saline mass of water to reduce the interspecies competition for habitat and food with the less euryhaline *L. hoestlandti*. A similar avoidance of waters colonized by *L. hookeri* in order to reduce interspecies competition has previously been suggested for the euryhaline *L. rugicauda* in the Kiel Canal (Betz 1978).

In summary, field surveys of three coexisting *Lekanesphaera* species from a temperate estuary were used to test the hypothesis that their abundance and distribution within this ecosystem were limited mainly by environmental conditions and, to be more precise, by water temperature, salinity, and turbidity. The generally low density of *L. hookeri* in the estuarine stretch studied, together with the positive effect of rainfall on it, support its linkage to the arrival of individuals from associated habitats with estuarine freshwater input. Conversely, the high and positive effect of salinity on the density of *L. hoestlandti* (salinity explained 59.4% of temporal density variance), as well as its much more restricted spatial and salinity-related distributions, indicated that this environmental factor could be primarily governing its estuarine population. In contrast, the field distribution of *L. rugicauda* was biased

que en agua diluida (salinidad 2) *L. rugicauda* necesita mayor tiempo que *L. hookeri* para alcanzar una concentración interna constante; sin embargo, *L. rugicauda* osmoregula incluso en agua salada concentrada (45%), mientras que *L. hookeri* no lo hace (Frier 1976). No existe información sobre la capacidad osmoreguladora de *L. hoestlandti*, pero su especie ecológicamente equivalente *L. serratum*, apenas osmoregula a salinidades inferiores a 25 (Charmantier y Charmantier-Daures 1994). Por tanto, mientras que la distribución de campo de *L. hoestlandti* en el Estuario del Guadalquivir podría estar gobernada en primer lugar por la salinidad, esta variable por sí sola no puede explicar la segregación con respecto a la salinidad observada entre esta especie y *L. rugicauda*, ni tampoco la baja densidad de *L. hookeri* en las zonas meso- y oligohalina del estuario estudiado. No obstante, puesto que se ha documentado variabilidad de la capacidad osmoreguladora de poblaciones de *Lekanesphaera* geográficamente separadas (Harris y Thuet 1987), sería necesario llevar a cabo estudios específicos sobre la capacidad osmoreguladora y la tolerancia a los cambios de salinidad de las poblaciones estudiadas antes de llegar a conclusiones más definitivas. De la misma forma, puesto que en los sedimentos de la zona mesohalina del Estuario del Guadalquivir parecen estar más biodisponibles los metales que en los de la zona más externa del estuario (Martín-Díaz *et al.* 2006), estudios específicos sobre la tolerancia a los metales de las especies estudiadas podrían también ayudar a comprender mejor la distribución de campo observada.

Respecto al efecto de la turbidez sobre las especies estudiadas, se observó un claro desplazamiento de la población de *L. hoestlandti* hacia las aguas menos turbias, existiendo también una correlación moderada entre la turbidez media en el estuario y su distribución espacial (Tu_{CM} en fig. 5). Puesto que en el tramo estudiado el agua más salina mostró una menor turbidez y viceversa, esta distribución de *L. hoestlandti* con respecto a la turbidez podría ser sólo una consecuencia de su distribución con respecto a la salinidad anteriormente discutida (fig. 5). Sin embargo, los resultados del análisis de regresión por pasos entre las variables ambientales y la densidad de *L. hoestlandti* indicó que, aunque la salinidad fue el principal factor que determinó su densidad, existió un efecto negativo moderado adicional de la turbidez sobre la densidad de esta especie en el estuario. Por el contrario, no se observaron efectos significativos de la turbidez sobre la distribución espacial de *L. rugicauda* y *L. hookeri*. Por tanto, al menos para el rango de turbidez observado en el Estuario del Guadalquivir, ésta no parece ser un factor primordial en la determinación de la distribución de las especies de *Lekanesphaera*. Hasta donde llega nuestro conocimiento, no existen estudios en otros estuarios en los que se analice la distribución de las especies de *Lekanesphaera* con respecto a la turbidez, que nos permitan confirmar o rechazar esta hipótesis.

En el Estuario del Guadalquivir la temperatura del agua mostró un claro patrón estacional, al tiempo que fue bastante homogéneo a lo largo de todo el tramo estudiado. Por tanto, aunque la temperatura del agua pudo no haber sido relevante

towards lower salinity waters at least when *L. hoestlandti* occurred in high densities. Based on these results, we hypothesize that the greater euryhalinity of *L. rugicauda* makes it possible for this species to avoid competition with *L. hoestlandti* by inhabiting the more stressful (low salinity) inner zone when the latter occurred in high densities in the outer estuary. Hence, as previously reported for mysid species in the Guadalquivir Estuary (Vilas *et al.* 2006), the estuarine distribution of the less euryhaline species, such as *L. hoestlandti*, seems to be controlled more by salinity, whereas the distribution of the more euryhaline species, such as *L. rugicauda*, could be motivated more by competition avoidance.

Acknowledgements

The authors wish to thank M Ruiz-Sánchez for his assistance in the field, M Espigares for her assistance in processing the samples, and J Junoy for his assistance in the confirmation of the taxonomic status of *L. hoestlandti*. Our gratitude is extended to the Guadalquivir Hydrographic Confederation (Confederación Hidrográfica del Guadalquivir) for providing the data on the daily amount of freshwater discharged from the dam. The study was supported by the Environmental and Fishery Agencies of the Autonomous Andalusian Government (Consejería de Medio Ambiente and Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía) and MCYT project REN2000-0822 MAR.

References

- Baldó F, Drake P. 2002. A multivariate approach to the feeding habits of small fishes in the Guadalquivir Estuary. *J. Fish Biol.* 61: 21–32.
- Baldó F, Cuesta JA, Fernández-Delgado C, Drake P. 2005. Efecto de la regulación del caudal del Río Guadalquivir sobre las características fisicoquímicas del agua y la macrofauna acuática de su estuario. *Cienc. Mar.* 31: 467–476.
- Barnes RSK. 1980. Coastal Lagoons. The Natural History of a Neglected Habitat. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 106 pp.
- Barnes RSK. 1989. The coastal lagoons of Britain: An overview and conservation appraisal. *Biol. Conserv.* 49: 295–313.
- Betz KH. 1978. *Sphaeroma rugicauda* Leach, 1814 (Isopoda: Flabellifera) im Nord-Ostsee-Kanal. *Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst.* 49: 81–84.
- Casagrande C, Dridi MS, Boudouresque CF. 2006. Abundance, population structure and production of macro-invertebrate shredders in a Mediterranean brackish lagoon, Lake Ichkeul, Tunisia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 66: 437–446.
- Cattrijsse A, Makwaia ES, Dankwa HR, Hamerlynck O, Hemminga MA. 1994. Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 109: 195–208.
- Charmantier G, Charmantier-Daures M. 1994. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the isopod crustacean *Sphaeroma serratum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114: 93–102.
- Cuesta JA, González-Ortegón E, Rodríguez A, Baldó F, Vilas C, Drake P. 2006. The decapod crustacean community of the Guadalquivir Estuary (SW Spain): Seasonal and inter-year changes of the community structure. *Hydrobiologia* 557: 85–95.
- en la determinación de la distribución longitudinal de las especies, sí podría haber afectado su patrón de densidad estacional. Sobre este punto, la densidad de *L. rugicauda* mostró una correlación positiva con la temperatura del agua, siendo ésta la única variable incluida en el modelo del análisis de regresión por pasos. No obstante, como la mayor densidad de *L. rugicauda* tendió a ocurrir en primavera y principios de verano independientemente de la salinidad del agua, la correlación fue máxima con la temperatura del agua registrada dos meses después, lo que sugiere que no se trata de un efecto directo de los valores absolutos de temperatura. En los estuarios templados, el aumento primaveral de la temperatura del agua normalmente determina el comienzo del periodo reproductivo, así como un aumento en las tasas de crecimiento de muchas especies estuarinas y lagunares (Wooldridge 1986; Drake y Arias 1995a, b; Ferreira *et al.* 2004). No obstante, en una población lagunar de *L. hookeri* se encontró que la actividad sexual no estaba regulada por la temperatura sino por los cambios en la duración del día; es decir, tan pronto como los días empezaron a ser más largos la actividad sexual se incrementó y viceversa (Kouwenberg y Pinkster 1985). En el ecosistema estudiado, ambas variables (temperatura del agua y duración del día) covarían y sus efectos tienden a confundirse. En consecuencia, resulta razonable considerar la hipótesis de que la temperatura del agua (y/o la duración del día) podría haber estado modulando los patrones de densidad estacional observados en *L. rugicauda* a través de las tasas reproductivas y de crecimiento. En *L. hoestlandti*, parece tener lugar una cierta interacción entre la temperatura del agua y la salinidad; en concreto, la densidad de *L. hoestlandti* alcanzó valores más elevados cuando el estuario mostró salinidad elevada (salinidad media >15) a finales de primavera y/o comienzos de verano que cuando lo hizo en otras épocas del año (fig. 4). En consecuencia, debido al predominante papel de la salinidad en esta especie, el efecto de la temperatura no resultó significativo en el patrón temporal de su densidad (la temperatura no fue incluida en el modelo regresivo). Finalmente, debido a que el cauce principal no es su hábitat usual, no se observó un patrón estacional en *L. hookeri*. De hecho, *L. hookeri* es la especie del género *Lekanesphaera* dominante en las charcas y canales laterales más confinados (datos no publicados) y, como resultado, sus picos de abundancia estuvieron principalmente asociados a periodos de elevada entrada de agua dulce.
- Las especies ecológicamente próximas se reemplazan habitualmente unas a otras en los diferentes hábitats estuarinos y lagunares (Kerambrun 1970, Barnes 1980), o desarrollan diferencias en las características entre las poblaciones simpátricas y alopátricas para minimizar la competencia interespecífica (Frier 1979). En este contexto, entre las dos especies de *Lekanesphaera* más abundantes, *L. hoestlandti* y *L. rugicauda*, en este estudio se observó una clara segregación espacial (un desplazamiento medio de 9.8 km entre sus respectivas D_{CM}), así como una alternancia en sus picos de densidad durante el periodo templado (fig. 4). *A priori*, la mayor abundancia de predadores potenciales (pequeños peces y crustáceos

Cunha MR, Sorbe JC, Moreira MH. 1999. Spatial and seasonal changes of brackish peracaridan assemblages and their relation to some environmental variables in two tidal channels of the Ria de Aveiro (NW Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190: 69–87.

Dexter DM. 1992. Soft-bottom invertebrates of the Portuguese benthos. *Bol. Inst. Nac. Invest. Pesca Lisboa* 17: 61–88.

Drake P, Arias AM. 1995a. Distribution and production of *Chironomus salinarius* (Diptera: Chironomidae) in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz. *Hydrobiologia* 299: 195–206.

Drake P, Arias AM. 1995b. Distribution and production of *Microdeutopus gryllotalpa* (Amphipoda: Aoridae) in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz, Spain. *J. Crust. Biol.* 15: 454–465.

Drake P, Arias AM, Conradi M. 1997. Aportación al conocimiento de la macrofauna supra y epibentónica de los caños mareales de la bahía de Cádiz (España). *Publ. Esp. Inst. Esp. Oceanogr.* 23: 133–141.

Drake P, Arias AM, Baldó F, Cuesta JA, Rodríguez A, Silva-García A, Sobrino I, García-González D, Fernández-Delgado C. 2002. Spatial and temporal variation of the nekton and hyperbenthos from a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuaries* 25: 451–468.

Elkaïm B. 1976. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire Atlantique Marocain: L'estuaire du Bou Regreg. *Vie Milieu* 26: 107–169.

Ferreira SM, Pardal MA, Lilleb AI, Cardoso PG, Marques JC. 2004. Population dynamic of *Cyathura carinata* (Isopoda) in a eutrophic temperate estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 61: 669–677.

Fortier L, Leggett WC. 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1150–1163.

Frier JO. 1976. Oxygen consumption and osmoregulation in the isopods *Sphaeroma hookeri* Leach and *S. rugicauda* Leach. *Ophelia* 15: 193–203.

Frier JO. 1979. Character displacement in *Sphaeroma* spp. (Isopoda: Crustacea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: 159–163.

Gilles R, Péqueux A. 1983. Interactions of chemical and osmotic regulation with the environment. In: Vernberg FJ, Vernberg WB (eds.), *Environmental Adaptations*. Vol. 8. Academic Press, New York, pp. 109–117.

González-Ortegón E, Pascual E, Cuesta JA, Drake P. 2006. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67: 293–302.

Guelorget O, Michel P. 1979. Les peuplements benthiques d'un étang littoral languedocien, l'étang du Prévost (Hérault). 1. Étude quantitative de la macrofauna des vases. *Téthys* 9: 49–64.

Guelorget O, Perthuisot JP. 1992. Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu* 42: 215–251.

Harris RR, Thuet P. 1987. Physiological variability of sodium regulation in geographically separated brackish-water and marine populations of *Sphaeroma* (Crustacea: Isopoda: Flabellifera). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 106: 279–297.

Harvey CE. 1969. Breeding and distribution of *Sphaeroma* (Crustacea: Isopoda) in Britain. *J. Anim. Ecol.* 38: 399–406.

Harvey CE, Jones MB, Naylor E. 1973. Some factors affecting the distribution of estuarine isopods (Crustacea). *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 1: 113–124.

Heath DJ, Khazaeli AA. 1985. Population dynamics of the estuarine isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 20: 105–116.

Jacobs BJM. 1987. A taxonomic revision of the European, Mediterranean and NW African species generally placed in *Sphaeroma* Bosc, 1802 (Isopoda: Flabellifera: Sphaeromatidae). *Zool. Verh.* 238: 1–71.

decaépodos) en las aguas menos turbias y más salinas de la parte externa del estuario (Drake *et al.* 2002, Cuesta *et al.* 2006) podrían haber contribuido al desplazamiento río arriba de la especie más eurihalina, *L. rugicauda*. Sin embargo, esta especie no se encontró en los estómagos de sus predadores potenciales (Baldó y Drake 2002), lo que indica que los predadores no fueron determinantes en su distribución espacial. De forma similar, la amplia distribución espacial de *L. rugicauda* en el estuario durante sus periodos de alta densidad (valores de D_{CM} entre 9.5 y 30.0 km) parece indicar que la disponibilidad de hábitats adecuados en las diferentes zonas del estuario no fue un factor limitante para la distribución de *L. rugicauda*. Por tanto, como previamente se indicó para los misidáceos *N. integer* y *R. tartessicus*, también habitantes usuales de las zonas oligo- y polihalina del Estuario del Guadalquivir respectivamente (Vilas *et al.* 2006), se plantea la hipótesis de que *L. rugicauda*, por ser más eurihalina, evita la masa de agua más salina para reducir la competencia por el hábitat y la comida con su cóngenere menos eurihalina *L. hoestlandti*. Betz (1978) ha sugerido una situación similar en las aguas del Kiel-Canal colonizadas por *L. hookeri*, las cuales aparentemente son evitadas por la eurihalina *L. rugicauda* para reducir la competencia interespecífica.

En resumen, los estudios de campo realizados sobre tres especies de *Lekanesphaera* coexistentes en un estuario templado han sido utilizados para probar la hipótesis de que su abundancia y distribución en este ecosistema estaban limitadas principalmente por las condiciones ambientales; para ser más precisos, por la temperatura del agua, la salinidad y la turbidez. La generalizada baja densidad de *L. hookeri* en el tramo estudiado, junto al efecto positivo de las precipitaciones sobre esta especie, apoya la idea de que con la entrada de agua dulce al estuario se produce una llegada de individuos procedentes de los hábitats asociados. Por el contrario, el elevado y positivo efecto de la salinidad sobre la densidad de *L. hoestlandti* (la salinidad explicó un 59.4% de la varianza temporal de su densidad), así como su distribución espacial y con respecto a la salinidad mucho más restringidas, indicó que este factor ambiental podría estar siendo predominante en su población en el estuario. Por el contrario, la distribución de campo de *L. rugicauda* mostró un cierto sesgo hacia aguas con menor salinidad al menos cuando *L. hoestlandti* mostraba alta densidad. De acuerdo con todos estos hechos, se plantea la hipótesis de que la mayor eurihalinidad de *L. rugicauda* permite que esta especie evite la competencia con *L. hoestlandti* habitando en las aguas más estresantes (de baja salinidad) de la zona interna cuando esta última presenta alta densidad en la parte más externa del estuario. Por tanto, como previamente se señaló para las especies de misidáceos del Estuario del Guadalquivir (Vilas *et al.* 2006), la distribución estuarina de las especies menos eurihalinas como *L. hoestlandti*, parece estar más controlada por la salinidad, mientras que la distribución de las especies más eurihalinas, como *L. rugicauda*, podría deberse más bien a que estas especies buscan evitar la competencia interespecífica.

- Junoy J, Castelló J. 2003. Catálogo de las especies ibéricas y baleares de isópodos marinos (Crustacea: Isopoda). Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 19: 293–325.
- Kerambrun P. 1970. Replacement de *Sphaeroma serratum* par *S. hookeri* dans l'Etang de Berre par suite de sa dessalure. Mar. Biol.: 6: 128–134.
- Kinne O. 1971. Salinity. In: Kinne O (ed.), Environmental Factors. Vol. 1. Wiley-Interscience, London, pp. 821–995.
- Kouwenberg J, Pinkster S. 1985. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). Vie Milieu 35: 79–92.
- Marsden ID. 1976. Effect of temperature on the microdistribution of the isopod *Sphaeroma rugicauda* from a saltmarsh habitat. Mar. Biol. 38: 117–128.
- Martín-Díaz ML, Riba I, Casado-Martínez MS, Del Valls A. 2006. Bioavailability of metals in sediments from Spanish estuaries using *Carcinus maenas*. Cienc. Mar. 32: 412–420.
- Mauchline, J. 1971. The biology of *Praunus flexuosus* and *P. neglectus* (Crustacea: Mysidacea). J. Mar. Biol. Assoc. UK 51: 641–652.
- McLusky DS, Hagerman L, Mitchell P. 1982. Effect of salinity acclimation on osmoregulation in *Crangon crangon* and *Praunus flexuosus*. Ophelia 21: 89–100.
- Mees J, Hamerlinck O. 1992. Spatial community structure of the winter hyperbenthos of the Schelde estuary, The Netherlands, and the adjacent coastal waters. Neth. J. Sea Res. 29: 357–370.
- Montaudouin X, Sauriau PG. 2000. Contribution to a synopsis of marine species richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oléron Bay. Cah. Biol. Mar. 41: 181–222.
- Naylor E. 1972. British Marine Isopods. Keys and Notes for the Identification of the Species, 2nd ed. Academic Press, London.
- Rodrigues AM, Dauvin JC. 1987. Crustacés pécararides de la “ría de Alvor” (Côte du Sur du Portugal). Cah. Biol. Mar. 28: 207–223.
- Rodríguez A, Drake P, Arias AM. 1997. Reproductive periods and larval abundance patterns of the crabs *Panopeus africanus* and *Uca tangeri* in a shallow inlet (SW Spain). Mar. Ecol. Prog. Ser. 149: 133–142.

Agradecimientos

Los autores agradecen a M Ruiz-Sánchez su ayuda en el campo, a M Espigares su ayuda en el procesamiento de muestras, a J Junoy la confirmación de la situación taxonómica de *L. hoestlandti* y a los revisores por sus acertadas sugerencias. Nuestro agradecimiento se extiende también a la Confederación Hidrográfica del Guadalquivir que nos proporcionó el caudal diario de agua liberado desde la presa. El estudio fue llevado a cabo con financiación de las Consejerías de Medio Ambiente y de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía y del proyecto MCYT, REN2000-0822 MAR.

- Sorbe JC. 1981. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde: Distribution et migration des espèces, modes de reproduction, régimes alimentaires. Océanis 6: 579–592.
- Vernberg FF, Belle W. 1982. Environmental adaptation to lagoon systems. Oceanol. Acta SP: 407–415.
- Vilas C. 2005. Estructura y dinámica de las poblaciones de misidáceos del estuario del Guadalquivir. Importancia ecológica. Ph.D. thesis, University of Cádiz, Spain.
- Vilas C, Drake P, Pascual E. 2006. Oxygen consumption and osmoregulatory capacity in *Neomysis integer* reduce competition for resources among mysid shrimp in a temperate estuary. Physiol. Biochem. Zool. 79: 866–877.
- Vilas-Fernández C, Drake P, Sorbe JC. 2008. *Rhopalophthalmus tartessicus* sp. nov. (Crustacea: Mysidacea) a new mysid species from the Guadalquivir Estuary (SW Spain). Org. Diver. Evol. 7: 292–293.
- Wooldridge TH. 1986. Distribution, population dynamics and estimates of production for the estuarine mysid, *Rhopalophthalmus terranatalis*. Estuar. Coast. Shelf Sci. 23: 205–223.
- Zettler ML. 2001. Some malacostracan crustacean assemblages in the southern and western Baltic Sea. Rostock. Meeresbiol. Beitr. 9: 127–143.

Recibido en noviembre de 2006;
aceptado en febrero de 2008.